

GEN KETAHANAN TANAMAN PADI TERHADAP BAKTERI HAWAR DAUN (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*)

Resistance Gene on Rice to Bacterial Leaf Blight Caused by Xanthomonas oryzae pv. *oryzae*

Tasliah

Balai Besar Penelitian dan Pengembangan Bioteknologi dan Sumberdaya Genetik Pertanian
Jalan Tentara Pelajar No 3A, Bogor 16111, Telp. (0251) 8316897, 8337975, 8339793, Faks. (0251) 8338820
E-mail: bb-biogen@litbang.deptan.go.id; tasliahl@yahoo.co.id

Diajukan: 27 Maret 2012; Diterima: 13 Juli 2012

ABSTRAK

Usaha tani padi dihadapkan pada berbagai kendala yang disebabkan oleh faktor biotik dan abiotik. Salah satunya adalah penyakit hawar daun bakteri (HDB) yang disebabkan oleh *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (*Xoo*). Penyakit ini menyerang tanaman padi sejak fase bibit sampai tanaman dewasa. Eksplorasi bakteri *Xoo* sudah sampai pada tahap sekuensing total dari bakteri tersebut, dan dari sekuensing ini telah dikembangkan primer-primer spesifik yang dapat menunjukkan *Xoo* secara tepat. Deteksi bakteri secara cepat sangat membantu dalam pemurnian awal bakteri *Xoo* yang diperoleh dari lapangan. Pengetahuan tentang mekanisme virulensi bakteri *Xoo* sangat membantu dalam membuat mekanisme pertahanan tanaman sehingga rekayasa genetik (tanaman transgenik) di bidang ini sangat terbuka lebar. Gen-gen ketahanan pada padi telah diidentifikasi dan tercatat ada 32 gen yang dikenal dengan gen *Xa*, dan sampai saat ini sudah diidentifikasi sampai gen *Xa34(t)*. Eksplorasi gen-gen baru masih terus berlangsung yang membuka peluang untuk memperoleh gen ketahanan baru. Di Indonesia, telah dirakit dua varietas padi tahan HDB yaitu Angke dan Conde yang masing-masing membawa gen *xa5* dan *Xa7*. Sejak tahun 1996 telah teridentifikasi 11 strain bakteri *Xoo* di sentra-sentra produksi padi di Indonesia, dan disimpulkan bahwa gen-gen ketahanan *Xa* yang efektif terhadap strain tersebut adalah *xa5*, *Xa7*, dan *Xa21*. Piramiding ketiga gen *Xa* tersebut sangat diperlukan untuk mendapatkan varietas padi yang memiliki ketahanan yang lama (*durable resistance*) terhadap HDB.

Kata kunci: Padi, *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, gen *Xa*, marka molekuler

ABSTRACT

Rice farming faced various problems related to biotic and abiotic stresses. One of the problems is an infestation of bacterial leaf blight (BLB) disease caused by *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (*Xoo*). The disease attacks rice plant starting from seedling stage upto mature stage. Sequencing of whole genomes of *Xoo* has been successfully conducted and some specific primers have been developed for rapid detection of *Xoo* bacteria which is helpful in initial purification of the bacteria from the field. Knowledge of virulence mechanisms of *Xoo* is important in developing plant resistance mechanisms. Therefore, genetic engineering (transgenic plant) in this field will open widely. Thirty-two resistance genes in

rice, known as *Xa* gene, have been detected and until now it had been identified up to *Xa34(t)* genes. Exploration of new genes is still ongoing and probably will obtain new resistance genes. In Indonesia, two BLB resistant rice varieties called Angke and Conde had been released, which carried out *Xa7* and *xa5* genes, respectively. Since 1996, 11 strains of BLB have been identified in rice production centers in Indonesia. The identification result showed that the most important resistance *Xa* genes in Indonesia were *xa5*, *Xa7* and *Xa21*. Piramiding of these *Xa* genes is necessary for obtaining rice varieties having durable resistance to BLB.

Keywords: Rice, *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, *Xa* gene, molecular marker

PENDAHULUAN

Xanthomonas oryzae pv. *oryzae* (selanjutnya disebut *Xoo*) atau bakteri hawar daun adalah salah satu bakteri yang menyebabkan penyakit paling serius pada tanaman padi. Penyakit ini dapat dijumpai di daerah tropis maupun subtropis, namun strain bakteri di daerah tropis lebih virulen daripada di daerah subtropis.

Kerugian akibat serangan penyakit hawar daun bakteri (HDB) ditentukan oleh tahap perkembangan tanaman terinfeksi penyakit ini. Semakin dini penyakit menyerang tanaman, semakin tinggi kehilangan hasil. Infeksi pada tahap *booting* kurang berpengaruh terhadap hasil panen, tetapi beras yang dihasilkan berkualitas rendah.

Serangan penyakit HDB dilaporkan telah menurunkan produksi beras di Asia 60%/tahun. Di Jepang, penyakit HDB telah menyerang sekitar 300.000–400.000 ha pertanaman padi per tahun dalam beberapa tahun terakhir (<http://www.Knowledge-bank.irri.org/ricedoctor/index.php>). Di Indonesia, data dari Direktorat Perlin-dungan Tanaman Pangan Kementerian Pertanian tahun 2011 (Ditlin 2011) menunjukkan bahwa serangan HDB pada tahun 2010 mencapai 54.796 ha dan bertambah menjadi 64.123 ha pada 2010–2011. Sementara itu, Shanti *et al.* (2010) melaporkan serangan HDB di India mengakibatkan kehilangan hasil 6–60%.

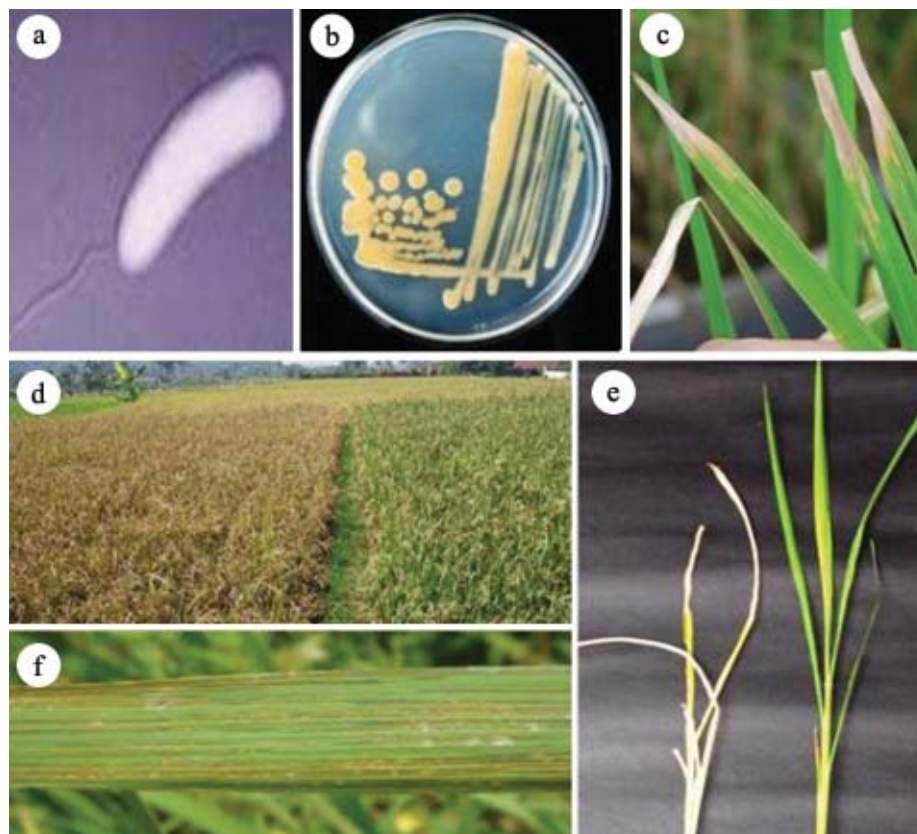
Hampir seluruh daerah pertanaman padi di Indonesia telah terjangkit penyakit HDB (Ditlin 2011). Daerah endemis penyakit ini adalah Jawa Barat dan Jawa Tengah, dengan tingkat serangan dan jenis strain HDB yang beragam. Di Indonesia paling tidak terdapat 11 strain bakteri penyebab penyakit HDB (Hifni dan Kardin 1998). Dari uji patogenitas pada galur isogenik, gen-gen ketahanan *Xa* yang efektif adalah *xa5*, *Xa7*, dan *Xa21*. Banyaknya strain bakteri akan berdampak terhadap tingkat virulensinya pada tanaman padi dan kecepatan bakteri tersebut membentuk strain baru yang akan berdampak langsung terhadap ketahanan varietas yang ditanam petani. Mengingat pentingnya penyakit HDB maka dalam pembentukan galur-galur baru padi sawah selalu disertai pengujian terhadap penyakit tersebut.

Tulisan ini menginformasikan pentingnya penyakit HDB, perkembangan terkini penelitian bakteri *Xoo*, dan identifikasi gen-gen pada tanaman padi yang terkait dengan ketahanan terhadap HDB.

BAKTERI HAWAR DAUN

Bakteri hawar daun padi berbentuk batang (*basilus*), berflagela (Gambar 1a), ukuran sel 1,2 x 0,3–0,5 pM, bersel tunggal, gram negatif, tidak membentuk spora, dan tanpa kapsul. Apabila ditumbuhkan pada media nutrisi, koloni akan berwarna kuning pucat (Gambar 1b) (Ou 1985; Lang *et al.* 2010).

Sel bakteri hawar daun masuk ke dalam jaringan tanaman melalui pori-pori atau stomata pada daun, atau lewat celah/retakan yang terjadi akibat pertumbuhan tanaman, seperti munculnya akar. Setelah masuk ke jaringan tanaman, bakteri lalu memperbanyak diri atau tumbuh, kemudian menyerang sistem vaskuler tanaman. Cairan yang mengandung bakteri akhirnya keluar ke permukaan daun pada daerah yang terbentuk lesi/luka. Pada helaian daun, cairan bakteri akan terlihat seperti embun susu. Selanjutnya, lesi akan berubah menjadi kuning keputihan dan daun mengering (Gambar 1c). Bila



Gambar1. Bakteri hawar daun *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (Xoo): a) sel bakteri berbentuk batang berflagel (Nino-Liu *et al.* 2006), b) koloni bakteri pada plat agar*), c) helaian daun yg mengandung bakteri*), d) pertanaman padi yang terserang parah oleh HDB*), e) daun berwarna kuning kering terserang HDB*), f) daun yang terserang *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* (http://caps.ceris.purdue.edu/webfm_send/1503). *) Dokumentasi pribadi, tidak dipublikasikan.

penyakit menyerang tanaman padi stadia bibit, maka daun akan layu, menggulung, dan berwarna hijau keabuan (Gambar 1e). Pada tanaman dewasa, daun akan kuning pucat (Ou 1985; Lang *et al.* 2010).

Faktor-faktor yang memengaruhi perkembangan penyakit HDB adalah kehadiran gulma di sekitar tanaman, jerami padi yang terinfeksi bakteri, dan ratun tanaman yang terinfeksi yang dapat menopang kelangsungan hidup penyakit atau sebagai sumber inokulum awal. Demikian juga bakteri di sawah dan saluran irigasi dapat mendorong infeksi baru pada daun.

Suhu hangat (25–30°C) serta kelembapan dan curah hujan yang tinggi dapat mendukung perkembangan penyakit. Lahan basah juga mendorong munculnya penyakit. Angin kencang yang menyebabkan luka pada tanaman dapat menyebabkan bakteri menyebar dari satu tanaman ke tanaman lain. Penggunaan alat tanam dan penanganan selama tanam juga dapat memicu infeksi baru. Gejala kresak sering dikaitkan dengan infeksi bibit selama proses pembibitan. Pemupukan nitrogen dosis tinggi juga dapat mendukung perkembangan penyakit ini.

Bakteri *Xoo* yang diambil dari lapangan perlu diuji terlebih dahulu karena bakteri yang berwarna kuning dan menyerang padi belum tentu bakteri *Xoo*, bisa jadi bakteri *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* (*Xooc*). Untuk mengenali bakteri yang diperoleh dari lapangan, perlu dilakukan beberapa tahapan kegiatan, yakni 1) isolasi bakteri dari tanaman yang diduga terserang HDB, 2) postulat Koch, yaitu bakteri yang telah diisolasi diinokulasikan kembali ke tanaman, 3) isolasi kembali bakteri dari tanaman yang diinokulasi, dan 4) pengujian dengan varietas diferensial yang berasal dari IRRI, seperti TN1 dan IR24. Selain itu, biasanya perlu diuji pula pada varietas diferensial lokal Indonesia, yaitu Java 14, Kencana Bali, Tetep, Kuntulan, dan PB85 (Kadir 2009).

Mengingat panjangnya tahapan yang harus dilakukan dalam isolasi bakteri *Xoo*, saat ini telah tersedia perangkat molekuler yang dapat memperpendek waktu identifikasi. Beberapa primer spesifik telah dibuat berdasarkan kajian sekuen lengkap dari bakteri tersebut. Tercatat ada tiga negara yang telah melakukan sekuen lengkap *Xoo*, yakni Korea Selatan, Jepang, dan Amerika Serikat. Kajian sekuen bakteri ini juga dilakukan oleh Lee *et al.* (2005), yang melaporkan bahwa isolat *Xoo* KACC10331 (isolat asal Korea) memiliki ukuran genom sekitar 4.941.439 pasang basa, dengan bentuk kromosom bulat, *GC rich* 63,7%, dan *open reading frames* (ORFs) berjumlah 3340. Sebanyak 80% dari sekuen yang diperoleh identik dengan sekuen gen-gen dari famili *Xanthomonas*. Berdasarkan sekuen tersebut selanjutnya didesain primer-primer spesifik untuk mengidentifikasi bakteri *Xoo*.

Ochiai *et al.* (2005) telah melakukan sekuensing secara lengkap isolat *Xoo* MAFF311018 (isolat Jepang) dengan total genom sekitar 4.940.217 pasang basa dengan nama lokus di bank gen AP008229. Salzberg *et al.* (2008) juga telah melakukan sekuensing lengkap terhadap *Xoo* strain PX099 (isolat Amerika), dengan kode identitas di bank gen CP000967. Genom strain PX099 berbentuk bulat dengan panjang sekitar 5.240.075 pasang basa, mengandung 5.083 gen yang menyandi protein, dan didapatkan 87 gen spesifik yang tidak ditemukan pada KACC10331 ataupun di MAFF311018. Berdasarkan sekuen-sekuen yang dimasukkan ke bank gen inilah peneliti kemudian membuat primer-primer spesifik untuk *Xoo* (Tabel 1). Beberapa primer spesifik untuk *Xooc* juga telah didesain berdasarkan sekuen dari bakteri tersebut (Tabel 2).

Primer-primer tersebut telah diaplikasikan ke *Xoo* dan *Xooc* serta beberapa *Xanthomonas* spp. yang lain dan beberapa bakteri seperti *Bulkholderia*, *Erwinia*,

Tabel 1. Primer-primer spesifik untuk mendeteksi *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*.

Primer spesifik	Nama lokus	Target PCR	Sekuen	Ukuran produk (bp)	Referensi
<i>Xoo4009</i>	XOOORF4009	<i>Hypothetical protein</i>	F: CCTTCATTTCCGTCGTCATC R: ATGCATGAAGAACCACCACA	302	Lang <i>et al.</i> (2010)
<i>Xoo2976</i>	XOOORF2976	<i>Dual specificity phosphatase, catalytic domain protein</i>	F: GCCGTTTTTCTTCCTCAGC R: AGGAAAGGGTTTGTGGAAGC	337	Lang <i>et al.</i> (2010)
<i>Xoo80a</i>	XOOORF0080	<i>Hypothetical protein</i>	F: GCCGCTAGGAATGAGCAAT R: GCGTCCTCGTCTAAGCGATA	162	Lang <i>et al.</i> (2010)
<i>Xoo80b</i>	XOOORF0080	<i>Hypothetical protein</i>	F: GCCGCTAGGAATGAGCAAT R: TCAACCGGAGGAACATGATTA	312	Lang <i>et al.</i> (2010)
<i>Xoo3350</i>	XOOORF3350	<i>ABC transporter permease</i>	F : GCAAGCTGATCGGTATCCTC R: GCGAGACCTTGAAGTGAAC	300	Lang <i>et al.</i> (2010)
<i>Xo</i> ¹	XOO4255/ <i>avrXa7</i>	Belum diketahui	F: ATGCCGATCACCATGCCGAT R: TGGCCTTGTCGTACGAGCTC	534	Lang <i>et al.</i> (2010)
<i>Xoo</i> ²	Belum diketahui	Belum diketahui	F: TGGTAGTCCACGCCCTAAAC R: CCTGAGCTACAGACCCGAAG	Bervariasi	Onasanya <i>et al.</i> (2010)

¹Primer spesifik dibuat berdasarkan sekuen daerah tersebut (NCBI reference sequence NC_006834.1)

²Primer spesifik dibuat berdasarkan sekuen genom lengkap *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (NCBI reference sequence NC_007705.1)

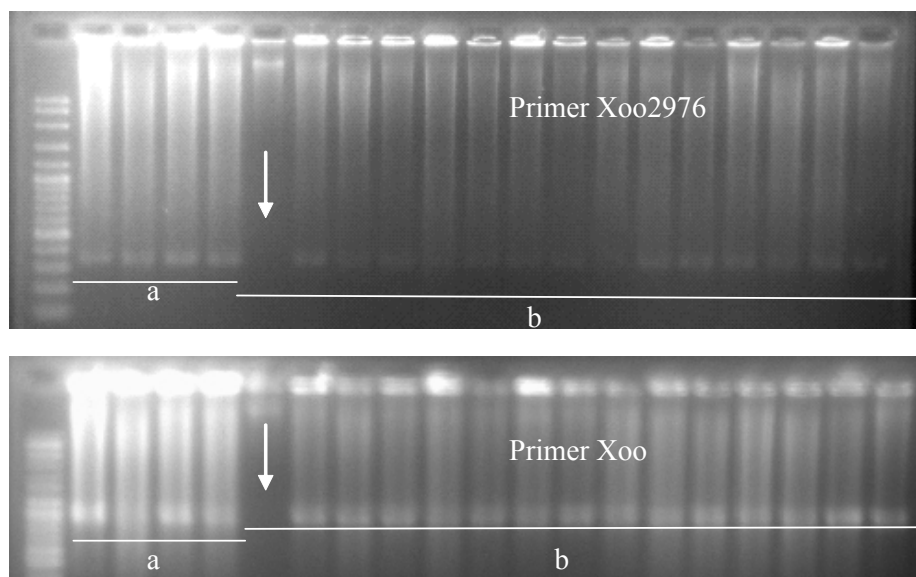
Tabel 2. Primer-primer spesifik untuk mendeteksi *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola*.

Primer spesifik	Nama lokus	Target PCR	Sekuen	Ukuran produk (bp)	Referensi
<i>Xoc2071</i>	XOCORF2071	<i>Cysteine synthase (O-acetylserine sulfhydrylase)</i>	GGGATCCATCAAGCTCAAGA CGTATTGGTTCAGCCAGACC	329	Lang <i>et al.</i> (2010)
<i>Xoc3866</i>	XOCORF3866	<i>LPS O-antigen, biosynthesis protein</i>	ATCTCCCAGCATGTTGATCG GCGTTCAATCTCCTCCATGT	691	Lang <i>et al.</i> (2010)
<i>Xoc3864</i>	XOCORF3864	<i>wxocB; putative glycosyltransferase</i>	GTGCGTGAAAATGTCGGTTA GGGATGGATGAATACGGATG	945	Lang <i>et al.</i> (2010)
<i>Xoc3863</i>	XOCORF3863	<i>Methyltransferase</i>	GCGGTACGCTAGTGATGACA GTTTCCGTGCTATCCGTTGT	360	Lang <i>et al.</i> (2010)
<i>Xoc76</i>	XOCORF0076	<i>fni-Isopentenyl-diphosphate delta-isomerase, type 2</i>	CGCTGCTGATAAGTTCGATG CGATCCCACTTCCTTGACC	407	Lang <i>et al.</i> (2010)

Pseudomonas, *Ralstonia*, dan isolat-isolat yang belum diketahui namanya. Amplifikasi hanya terjadi pada isolat bakteri *Xoo* (Lang *et al.* 2010; Onasanya *et al.* 2010). Beberapa contoh hasil PCR dengan menggunakan primer-primer spesifik untuk HDB yang dilakukan di BB Biogen dapat dilihat pada Gambar 2. Dengan adanya primer-primer tersebut, isolat bakteri yang berwarna kuning yang diisolasi dari daun padi yang terserang HDB dapat segera diidentifikasi tanpa melalui tiga tahapan awal (postulat Koch).

Isolat yang sudah diyakini benar-benar *Xoo* berdasarkan hasil analisis molekuler dapat langsung diinokulasikan pada tanaman diferensial, seperti IRBB1 sampai IRBB21. Tanaman diferensial ini penting karena masing-masing tanaman hanya mengandung satu gen

ketahanan. IRBB1, misalnya, hanya mengandung gen *Xa1*, IRBB5 hanya mengandung gen *xa5*, dan IRBB7 hanya mengandung gen *Xa7*. Penggunaan varietas diferensial akan lebih mempermudah dalam mengidentifikasi isolat-isolat yang memiliki virulensi tinggi dan gen yang masih dapat bertahan terhadap isolat tersebut. Sebagai contoh, bila isolat A dari daerah X terbukti dapat menginfeksi seluruh tanaman diferensial, kecuali IRBB7, maka isolat tersebut dapat digunakan untuk pengujian tanaman padi keturunan IRBB7 atau untuk menyeleksi plasma nutfah lain. Jika ada tanaman padi lain yang ternyata tahan terhadap isolat ini, bisa diduga tanaman padi tersebut memiliki gen ketahanan *Xa7*. Tanaman diferensial dari IRRI sudah tersedia di bank gen IRRI dan dapat dimanfaatkan dalam pengujian ketahanan varietas.



Gambar 2. Amplifikasi menggunakan primer-primer spesifik *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (Prasetyono *et al.* 2011), a = isolat-isolat BHD dari Ciranjang (Cianjur, Jawa Barat), b = isolat-isolat BHD dari Maninjau (Sumbar). (Tanda panah menunjukkan salah satu isolat dari Sumbar yang bukan BHD).

Untuk mengetahui keragaman genetik bakteri *Xoo* dari berbagai daerah atau negara bisa menggunakan primer-primer spesifik seperti tercantum pada Tabel 2 (Lang *et al.* 2010; Osananya *et al.* 2010), atau menggunakan sekuen berulang (*repetitive sequence*) yang sering didapatkan pada *Xoo*. Sebelum ditemukan primer-primer yang bisa digunakan dalam teknik PCR untuk melihat keragaman genetik isolat *Xoo* digunakan teknik *southern blot* (RFLP) dengan menggunakan *probe* sebagai pelacak. Leach *et al.* (1990, 1992) menggunakan pelacak pJEL101 untuk mendeteksi isolat *Xoo* dari berbagai negara.

Analisis keragaman genetik isolat *Xoo* di Indonesia telah dilakukan oleh Bustamam *et al.* (1997) dengan menggunakan metode RFLP dengan pelacak IS1113. Analisis dilakukan terhadap 551 isolat *Xoo* yang dikoleksi dari 23 kabupaten di Jawa dan tujuh kabupaten di Bali. Dari 551 isolat tersebut dihasilkan 15 tipe profil DNA. Pelacak DNA IS1113 merupakan unsur repetitif/berulang dalam kromosom *Xoo* dan juga merupakan elemen loncat (*transposable element*).

Selain IS1113, pelacak IS1112 telah dibuat primernya untuk PCR, yang dikenal dengan primer Jel-1 dan Jel-2, sehingga pengerjaannya lebih cepat, efisien, dan ekonomis dibandingkan dengan RFLP (George *et al.* 1997; Jalaluddin *et al.* 2005). Sekuen primer Jel-1 adalah CTCAGGTCAGG-TCGCC dan Jel-2 adalah GCTCTACAATCGTCCGC. Kedua primer ini merupakan primer F dan R dan harus dipakai dua-duanya ketika digunakan untuk mengamplifikasi bakteri *Xoo*. Jalaluddin *et al.* (2005) dapat memisahkan isolat-isolat *Xoo* dari Bangladesh dan Jepang dengan menggunakan primer Jel-1 dan Jel-2.

GEN KETAHANAN PADA TANAMAN PADI

Pengendalian penyakit HDB dapat dilakukan melalui beberapa cara, seperti sanitasi dengan membuang gulma dan jerami padi, menghindari ratun, melakukan pemupukan secara tepat, menggunakan jarak tanam yang direkomendasikan dan bibit yang sehat, dan melakukan pengobatan benih dengan perlakuan bubuk pemutih (*bleaching powder*) 100 µg/ml dan Zn sulfat 2%. Penggunaan varietas tahan merupakan cara pengendalian yang paling efektif dan menguntungkan bagi petani. Oleh karena itu, perlu dilakukan perbaikan ketahanan varietas dengan memerhatikan interaksi antara bakteri dan genetik ketahanan tanaman.

Perakitan varietas padi tahan HDB dapat dilakukan dengan memanfaatkan gen-gen ketahanan yang dimiliki oleh tanaman padi. Sampai sekarang telah teridentifikasi 28 gen ketahanan *Xa* (Nino-Liu *et al.* 2006) dan beberapa gen lainnya (Tabel 3). Eksplorasi gen-gen ketahanan terhadap HDB masih terus berlangsung.

Tanaman padi diferensial sudah dibuat oleh IRRI seperti disajikan pada Tabel 4. Tanaman tersebut dapat diminta dari IRRI secara bebas untuk diuji di negara masing-masing. Selain yang tercantum pada Tabel 3, tanaman diferensial juga dibuat oleh Singapura, yakni IRBB27 (mengandung gen *Xa27*), tetapi tanaman tersebut menjadi hak milik Singapura walaupun tetua dan pengerjaan tahap awalnya dilakukan di IRRI. Singapura sangat intensif meneliti gen *Xa27* dan sudah melakukan sekuensing gen *AVR*-nya (Wu *et al.* 2008).

Kebutuhan gen ketahanan terhadap HDB untuk masing-masing negara tidak selalu sama, bergantung pada jenis HDB dan tingkat virulensinya. Oleh karena itu, pengumpulan isolat-isolat *Xoo* sangat diperlukan untuk memetakan daerah-daerah yang memiliki isolat yang virulen. Tanaman diferensial dari IRRI juga sangat membantu dalam melakukan pengujian isolat-isolat *Xoo* yang ada di masing-masing negara.

STRATEGI PEMULIAAN TANAMAN TAHAN HDB DI INDONESIA

Untuk mengendalikan penyakit HDB secara berkesinambungan perlu dilakukan perbaikan ketahanan varietas secara cermat. Melalui kerja sama dengan IRRI telah diperoleh galur-galur isogenik IRBB1, IRBB2, IRBB3, IRBB4, IRBB5, IRBB7, IRBB10, IRBB11, IRBB14, dan IRBB21. Di antara beberapa gen ketahanan terhadap HDB, terdapat gen resesif *xa5* dan gen dominan *Xa7* yang efektif terhadap beberapa strain *Xoo* di Indonesia. Kedua gen ketahanan tersebut telah dipindahkan ke dalam padi IR64 melalui silang-balik (*backcross*). Melalui kegiatan tersebut pada tahun 2001 telah dihasilkan dua varietas padi Angke dan Conde yang masing-masing mengandung gen *xa5* dan *Xa7*. Selain menghasilkan varietas Conde dan Angke, telah dilakukan uji ketahanan dengan menggunakan isolat-isolat *Xoo* terhadap tanaman padi yang membawa lebih dari satu gen *Xa*, yang dikenal dengan piramiding, yaitu *xa5/Xa7* (Suwarno *et al.* 2002). Galur ini juga menunjukkan ketahanan yang baik.

Pada awal pelepasannya, varietas Conde dan Angke kurang diminati petani karena petani lebih menyukai varietas IR64 yang sudah populer, padahal perakitan kedua varietas ini memakai tetua penerima IR64. Oleh karena itu, sifat-sifatnya sama dengan IR64, tetapi ada tambahan sifat ketahanan terhadap bakteri *Xoo* strain tertentu.

Perakitan varietas tahan HDB memakan waktu lama dan ketahanan tersebut sering kali patah dalam beberapa kali penanaman karena bakteri *Xoo* mempunyai banyak strain dan mudah berubah membentuk strain baru. Penggunaan varietas yang mengandung gen-gen resisten merupakan cara pengendalian yang paling efektif. Karena membawa ketahanan yang berbeda-beda, tanaman mempunyai ketahanan yang berspektrum luas (Kadir

Tabel 3. Gen-gen yang berhubungan dengan ketahanan tanaman padi terhadap *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*.

No. ¹	Gen ¹	Kromo- som ¹	Pewa- rian ¹	Sumber gen ¹	Ciri-ciri ¹	Marka untuk alat seleksi ²
1	<i>Xa1</i>	4	D	Kogyoku	Diinduksi oleh pelukaan dan inokulasi bakteri, resisten terhadap ras I Jepang, tidak efektif untuk semua ras Filipina	STS; 16pFXA1; F-ACGGTTCTGAAGGTCGTCAT R; TGCAAGAGCTCCGGTTTAGG (<i>EcoRV</i>) (Kim <i>et al.</i> 2009)
2	<i>Xa2</i>	4	D	Tetep	Tahan terhadap ras II Jepang, rentan terhadap semua ras Filipina	SSR HZR 950-5 dan HZR 970-4 (He <i>et al.</i> 2006)
3	<i>Xa3</i>	11	D	Wase Aikoku 3	Nama lain <i>Xa4b</i> , <i>Xa6</i> , <i>Xa9</i> , <i>Xaw</i> , tahan terhadap ras 1, 2, 3, 4, 5 Filipina dan semua ras Jepang pada tahap <i>booting</i> , tahan terhadap ras 3 Filipina pada setiap stadia pertumbuhan	SSR RM224 (Yang <i>et al.</i> 2003) MRKb; -F-TAGGATCCATGGCTCTTGTTCGATTGCC R-ATGGATCCACCACGAGAGCGATGAAT (Cao <i>et al.</i> 2007)
4	<i>Xa4</i>	11	D	TKM 6	Terpaut dengan <i>Xa26</i> , resisten terhadap ras 1, 4, 5, 7, 8, dan 10 Filipina	MP1 (5'-ATCGATCGATCTTCACGAGG-3') MP2 (5'-dTGTATATAAAAGGCATTCGGG-3') (Arif <i>et al.</i> 2008)
5	<i>xa5</i>	5	r	DZ192	Resisten terhadap ras 1, 2, 3, 5, 7, 8, 9, dan 10 Filipina	STS RG556; F-TAGCTGTGCCGTGCTGTGC R-AATATTTCAGTGTGCATCTC
6	<i>Xa7</i>	6	D	DV85	Resisten terhadap ras 1 Filipina pada tahap <i>booting</i> dan ras 2, 3, 5, 7, 8, dan 10 pada semua tahap pertumbuhan	STS RZ390 : F- CCC TTG TTT CAG TGG CTC AG R-TCG ATC TTT ACC GAA GTG G (Blair dan McCouch 1997)
7	<i>xa8</i>	7 dan 11	r	P1231129	Tahan terhadap ras 5 dan 8 Filipina	SSR RM122 (terpaut erat) (Naveed <i>et al.</i> 2010) SSR RM20593 dan GDSSR02. 0,21 cM (Chen <i>et al.</i> 2008)
8	<i>Xa10</i>	11	D	Cas 209	Terpaut dengan <i>Xa4</i> , tahan terhadap ras 2, 5, dan 7 Filipina	Primer STMS (<i>sequence tagged microsatelite</i>), belum jelas (Singh <i>et al.</i> 2002)
9	<i>Xa11</i>	3	D	IR8, IR944	Tahan terhadap ras IB, II, IIIA, dan V Jepang, tidak efektif untuk semua ras Filipina	STS M491 F: AGTAATGGATGCAGTGTGGGGC R: TTGTTTGCTCATTCCACCCTTC <i>SpyI</i> M419 F: CATCAGCAACCCCGTGAAAACG R: GATGGCAATGTACCCGCGAATAC <i>PvuII</i> (Gu <i>et al.</i> 2008)
10	<i>Xa12</i>	4	D	Kogyoku	Dikenal juga sebagai <i>Xa4g</i> , tahan terhadap ras V Jepang	RAPD L19 ₂₀₀ 2 CAPC-KUXIII, F-GTGATTCGCGGAAAGTGAAT R-AGTGTGAGGATGGGAAGCAC
11	<i>xa13</i>	8	r	BJ1 (Aus Boro)	Tahan terhadap ras 6 Filipina	SSR RM 347 dan RM1350 (Goto <i>et al.</i> 2009) Belum dipetakan dengan baik STS RG 136; F-TCCCAGAAAGTACTACAGC R-GCAGACTCCAGTTTGACTTC SSR RM21, RM114, RM122, RM164, RM190 (Pha dan Lang 2004) STS E6a; F-aggctcaagagcatctccgtc- E6a; R-gtctgtaaggaactttctgc-4 SR11F; F-figtcctttgcttcttcctc R-ccggatgatctctctctcta

No. ¹	Gen ¹	Kromo- som ¹	Pewa- risan ¹	Sumber gen ¹	Ciri-ciri ¹	Marka untuk alat seleksi ²
12	<i>Xa14</i>	4	D	TN1	Tahan terhadap ras 5 dan 8 Filipina	SR6; F-acagatccagctccagcttc
13	<i>xa15</i>	ND	r	M41, mutan Harebare	Tahan terhadap ras Jepang, berspektrum luas	R-cgttgacgagaggttgggtt ST9; F-cattgagtggtgacacag R-tagctcgctcttgagat (Chu <i>et al.</i> 2006)
14	<i>Xa16</i>	ND	D	Tetep	Tahan terhadap isolat H8581 dan H8584 Jepang	Belum dipetakan dengan baik
15	<i>Xa17</i>	ND	D	Asominori	Tahan terhadap isolat H8513	Belum dipetakan dengan baik
16	<i>Xa18</i>	ND	D	IR24, Toyonishiki	Tahan terhadap isolat BM8417 dan BM8429 Burma, tidak efektif untuk semua ras Filipina	Belum dipetakan dengan baik
17	<i>xa19</i>	ND	r	XM5	Tahan terhadap ras 1, 2, 3, 4, 5 dan 6 Filipina	Belum dipetakan dengan baik
18	<i>xa20</i>	ND	r	XM6	Tahan terhadap ras 1, 2, 3, 4, 5 dan 6 Filipina	Belum dipetakan dengan baik
19	<i>Xa21</i>	11	D	<i>O. longistaminata</i>	Tahan terhadap ras 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, dan 9 Filipina pada stadia dewasa	STS Pta 248; F-AGACGCGGAAGGGTGGTTCCCGGA R-AGACGCGGTAATCGAAAGATGAAA (Pha dan Lang 2004)
20	<i>Xa22</i>	11	D	Zhachanglong	Terpaut dengan <i>Xa26</i> , berspektrum luas	Belum dipetakan dengan baik
21	<i>Xa23</i>	11	D (RBB16)	<i>O. rufipogon</i>	Sangat tahan pada semua stadia pertumbuhan terhadap semua ras Filipina dan sebagian besar ras Jepang dan China.	SSR RM 206 (<i>tightly linked</i>) (Zhou <i>et al.</i> 2009)
22	<i>Xa24</i>	2	r	DV86, DV85, Aus 295	Tahan terhadap ras 4, 6, dan 10 Filipina, serta ras <i>Xoo</i> China Zhel173, JL691 dan KS-1-21	SSR RM14226 dan RM14222 (Wu.X.X. <i>et al.</i> 2008)
23	<i>Xa25(a)</i>	4	D	HX-3, mutan soma- klonal dari Minghui 63	Tahan terhadap ras 1, 3, dan 4 Filipina dan beberapa ras China	SSR RM6748 dan RM1153 (Gao <i>et al.</i> 2005)
24	<i>Xa25(b)</i>	12	D	Minghui 63	Tahan terhadap ras 9 Filipina	Belum dipetakan dengan baik
25	<i>Xa26</i>	11	D	Minghui 63	Terpaut dengan <i>Xa4</i> dan <i>Xa3</i> , berspektrum luas	RFLP R1506; SSR RM224 dan Y6855RA (Yang <i>et al.</i> 2003)
26	<i>Xa27(t)</i>	6	SD	<i>O. minuta</i>	Tahan terhadap ras Filipina dan China	STS-M964; F-TGTGCAATGCAGGATTTTCAGTTACT STS-M1197 F-GCTGTGAAGTCCCGGGTGTC R-TGGACAGGACGATGCCGGTGG (Gu <i>et al.</i> 2004)
27	<i>xa28</i>	ND	r	Lota Sail	Tahan terhadap ras 2 dan 5 Filipina	Belum dipetakan dengan baik
28	<i>Xa29</i>	1	D	<i>O. officinalis</i>	Belum diidentifikasi dengan baik	RFLP C904 and R596 (Tan <i>et al.</i> 2004)
29 ³	<i>Xa31(t)</i>	4	ND	Zhachanglong	Tahan terhadap strain OS105 China	RFLP 6235 dan C600 (Wang <i>et al.</i> 2009)
30 ³	<i>Xa32(t)</i>	11	ND	<i>Oryzae australiensis</i>	Tahan terhadap beberapa isolat <i>Xoo</i> China	SSR RM27256, RM 27274, RM2064, ZCK24 dengan RM6293, RM5926 (Zheng <i>et al.</i> 2009)
31 ³	<i>Xa33(t)</i>	6	r	Ba7(Padi Thailand)	Tahan terhadap isolat TXO16 Thailand	SSR RM20590 (Korinsak <i>et al.</i> 2009b)
32 ³	<i>Xa34(t)</i>	11	ND	Phin Kaset (Thailand) Hibridisasi somatik	Tahan terhadap ras TB0304 Thailand, tahan ras V China	SSR RM224 (Korinsak <i>et al.</i> 2009a)
		1	r	cv. BG1222		SSR dan Indel: RM10929 dan BGID25 (Chen <i>et al.</i> 2011)

¹Nomor 1–28 diambil dari Nino-Liu *et al.* (2006), ²Diambil dari berbagai sumber terbaru (marka berbasis PCR), ³ Nomor 29–32 diambil dari pustaka asli, ND = not determined. D = dominan; r = resesif; SD = semidominan.

Tabel 4. Tanaman padi diferensial yang sudah dibuat di IRRI.

No. koleksi IRRI	Nama spesies	Nama varietas	Pedigree	Gen ketahanan
115095	<i>O. sativa</i>	IRBB 1	IR24*5/Kogyaku	<i>Xa1</i> dari Kogyaku
115100	<i>O. sativa</i>	IRBB 3	IR24*5/Chugoku45	<i>Xa3</i> dari Wae Aikoku
115101	<i>O. sativa</i>	IRBB 4	IR24*5/IR20	<i>Xa4</i> dari TKM6
115102	<i>O. sativa</i>	IRBB 5	IR24*5/IR1545-339	<i>xa5</i> dari DZ192
115119	<i>O. sativa</i>	IRBB 7	IR24*5/DV85	<i>Xa7</i> dari DV85
115120	<i>O. sativa</i>	IRBB 8	IR24*5/P1231129	<i>xa8</i> dari P1231129
115606	<i>O. sativa</i>	IRBB 10	IR24*5/Cas209	<i>Xa10</i> dari Cas209
115096	<i>O. sativa</i>	IRBB 11	IR24*5/IR8	<i>Xa11</i> dari IR8
115097	<i>O. sativa</i>	IRBB 13	BJI/5*IR24	<i>xa13</i> dari BJI
115098	<i>O. sativa</i>	IRBB 14	Taichung native1/5*IR24	<i>Xa14</i> dari TN1
115099	<i>O. sativa</i>	IRBB 21	IR24*8/ <i>Oryza longistaminata</i>	<i>Xa21</i> dari <i>Oryza longistaminata</i>
115607	<i>O. sativa</i>	IRBB 50	tidak ada informasi	<i>Xa4</i> + <i>xa5</i>
115103	<i>O. sativa</i>	IRBB 51	IR72912	<i>Xa4</i> + <i>xa13</i>
115104	<i>O. sativa</i>	IRBB 52	IR72913	<i>Xa4</i> + <i>Xa21</i>
115105	<i>O. sativa</i>	IRBB 53	IR72914	<i>xa5</i> + <i>xa13</i>
115106	<i>O. sativa</i>	IRBB 54	IR72915	<i>xa5</i> + <i>Xa21</i>
115107	<i>O. sativa</i>	IRBB 55	IR72916	<i>xa13</i> + <i>Xa21</i>
115108	<i>O. sativa</i>	IRBB 56	IR72918	<i>Xa4</i> + <i>xa5</i> + <i>xa13</i>
115109	<i>O. sativa</i>	IRBB 57	IR72919	<i>Xa4</i> + <i>xa5</i> + <i>Xa21</i>
115110	<i>O. sativa</i>	IRBB 58	IR72920	<i>Xa4</i> + <i>xa13</i> + <i>Xa21</i>
115111	<i>O. sativa</i>	IRBB 59	IR72920	<i>xa5</i> + <i>xa13</i> + <i>Xa21</i>
115112	<i>O. sativa</i>	IRBB 60	IR72920	<i>Xa4</i> + <i>xa5</i> + <i>xa13</i> + <i>Xa21</i>
115113	<i>O. sativa</i>	IRBB 61	IRBB60 X IRBB7	<i>Xa4</i> + <i>xa5</i> + <i>Xa7</i>
115114	<i>O. sativa</i>	IRBB 62	IRBB60 X IRBB7	<i>Xa4</i> + <i>xa5</i> + <i>Xa7</i>
115115	<i>O. sativa</i>	IRBB 63	IRBB60 X IRBB7	<i>xa5</i> + <i>Xa7</i> + <i>xa13</i>
115116	<i>O. sativa</i>	IRBB 64	IRBB60 X IRBB7	<i>Xa4</i> + <i>xa5</i> + <i>Xa7</i> + <i>Xa21</i>
115117	<i>O. sativa</i>	IRBB 65	IRBB60 X IRBB7	<i>Xa4</i> + <i>Xa7</i> + <i>xa13</i> + <i>Xa21</i>
115118	<i>O. sativa</i>	IRBB 66	IRBB60 X IRBB7	<i>Xa4</i> + <i>xa5</i> + <i>Xa7</i> + <i>xa13</i> + <i>Xa21</i>

Sumber: <http://www.irgciis.irri.org:81/grc/Tk.exe> (22 Maret 2012, 20:51) dan http://research.nchu.edu.tw/upfiles/ADUUpload/oc_downmul2271353618.pdf (22 Maret 2012, 20:53)

2009). Isolat *Xoo* dari Sumatera Barat umumnya sangat virulen, bahkan IRBB21 bisa dipatahkan. Bakteri hawar daun cepat beradaptasi sehingga varietas padi hanya tahan terhadap HDB dalam waktu enam musim tanam (Kadir 2009).

Bakteri hawar daun mempunyai banyak strain dan populasinya dapat bergeser dari strain yang satu ke strain yang lain. Akibat pergeseran ini, varietas padi yang awalnya tahan dapat berubah menjadi peka. Untuk menanggulangi penyakit tersebut secara berkesinambungan, perlu dilakukan berbagai upaya, termasuk menanam varietas tahan yang telah diketahui gen yang mengontrol ketahanannya. Selain itu perlu strategi dalam penanaman varietas tahan di lapangan, seperti menanam galur-galur yang membawa gen ketahanan yang berbeda-beda kemudian menggunakannya dalam rotasi varietas sehingga ketahanan varietas tersebut bisa berlangsung lama. Hal ini sesuai dengan hasil penelitian Nafisah *et al.* (2007). Galur-galur hasil persilangan dengan tetua IRBB50 sampai IRBB63 memiliki lebih banyak gen ketahanan, berasal dari silang ganda, dan memiliki heritabilitas yang

lebih tinggi dibandingkan dengan tetuanya yang memiliki sumber gen dari silang tunggal. Artinya, semakin banyak gen ketahanan, tanaman memiliki ketahanan yang lebih panjang. Piramiding gen juga banyak dilakukan oleh peneliti di negara lain untuk memperpanjang ketahanan galur yang akan dilepas.

Evaluasi ketahanan tanaman padi terhadap HDB secara rutin dilakukan di beberapa negara. Noor *et al.* (2006) yang mengevaluasi ketahanan varietas Basmati menggunakan delapan isolat Filipina, menunjukkan bahwa Basmati bereaksi tahan sampai rentan. Jalaluddin *et al.* (2005) menguji beberapa varietas padi dan 11 *near isogenic lines* di Bangladesh dengan 35 isolat *Xoo* yang dikoleksi selama tahun 2000–2001 dari sentra pertanian padi. Dari pengujian tersebut dapat diidentifikasi *Xoo* ras 1 sampai ras 9. Dari sembilan ras tersebut, ras 1 dan ras 2 merupakan ras yang paling virulen. Shanti *et al.* (2010) melakukan piramiding gen pada perakitan padi hibrida menggunakan tetua Mahsuri dengan galur isogenik IRBB60 yang mengandung empat gen *Xa*, yaitu *Xa4*, *xa5*, *Xa13*, dan *Xa21*. Galur-galur hasil persilangan yang

diperoleh memiliki ketahanan yang lebih rendah dibandingkan dengan galur donor, tetapi tetap berada pada kategori tahan. Abbasi *et al.* (2011) melakukan seleksi terhadap plasma nutfah padi di Pakistan untuk gen ketahanan *xa5*. Dari 60 galur/varietas yang diobservasi, 31 galur/varietas mengandung gen ketahanan *xa5*, di antaranya galur-galur Basmati Pakistan.

KESIMPULAN

Eksplorasi isolat-isolat bakteri hawar daun memperoleh sekuen lengkap genom yang membuka peluang pengembangan marka-marka spesifik untuk identifikasi bakteri *Xoo* dan pengembangan tanaman yang tahan terhadap HDB secara tepat. Kebutuhan gen-gen ketahanan padi terhadap HDB untuk masing-masing wilayah/negara berbeda-beda, bergantung pada jenis bakteri dan tingkat virulensinya. Piramiding gen-gen *Xa* merupakan salah satu cara untuk mendapatkan tanaman padi yang memiliki ketahanan terhadap HDB yang lebih lama.

DAFTAR PUSTAKA

- Abbasi, F.M., R. Masood, H. Ahmad, U. Khan, M. Afzal, Inamullah, M. Ur Rehman, M.T. Khan, K. Akbar, and M.A. Khan. 2011. Molecular screening of Pakistani rice germplasm for *xa5* gene resistance to bacterial blight. *Afr. J. Biotechnol.* 10(15): 2833–2837.
- Arif, M., M. Jaffar, M. Babar, M.A. Sheikh, S. Kousar, A. Arif, and Y. Zafar. 2008. Identification of bacterial blight resistance genes *Xa4* in Pakistani rice germplasm using PCR. *Afr. J. Biotechnol.* 7(5): 541–545.
- Bustamam, M., M. Yunus, A. Warsun, Suwarno, H.R. Hifni, dan T.S. Kadir. 1997. Penggunaan marka molekuler dalam perbaikan ketahanan varietas padi terhadap penyakit hawar daun bakteri di Indonesia. hlm. 174–183. *Dalam* Prosiding Seminar Perhimpunan Bioteknologi Pertanian Indonesia, Surabaya, 12–14 Maret 1997.
- Blair, M.W. and S.R. McCouch. 1997. Microsatellite and sequence-tagged site markers diagnostic for the rice bacterial leaf blight resistance gene *xa-5*. *Theor. Appl. Genet.* 95: 174–184.
- Cao, Y., X. Ding, M. Cai, J. Zhao, Y. Lin, X. Li, C. Xu, and S. Wang. 2007. The expression pattern of a rice disease resistance gene *Xa3/Xa26* is differentially regulated by the genetic backgrounds and developmental stages that influence its function. *Genetics* 177: 523–533.
- Chen, S., Z. Huang, L. Zeng, J. Yang, Q. Liu, and X. Zhu. 2008. High-resolution mapping and gene prediction of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* resistance gene *Xa7*. *Mol. Breed.* 22: 433–441.
- Chen, S., X. Liu, L. Zeng, D. Ouyang, J. Yang, and X. Zhu. 2011. Genetic analysis and molecular mapping of a novel recessive gene *Xa34(t)* for resistance against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Theor. Appl. Genet.* 122(7): 1331–1338.
- Chu, Z., B. Fu, H. Yang, C. Xu, Z. Li, A. Sanchez, Y.J. Park, J.L. Bennetzen, Q. Zhang, and S. Wang. 2006. Targeting *xa13*, a recessive gene for bacterial blight resistance in rice. *Theor. Appl. Genet.* 112: 455–461.
- Diritlin (Direktorat Perlindungan Tanaman Pangan). 2011. Prakiraan serangan BLB pada padi di Indonesia masa tanam 2011. www.deptan.go.id (15 November 2011).
- Gao, D.Y., A.M. Liu, Y.H. Zhou, Y.J. Cheng, Y.H. Xiang, L.H. Sun, and W.X. Zhai. 2005. Molecular mapping of a bacterial blight resistance gene *Xa25* in rice. *Acta Genetic Sinica* 31(2): 183–188.
- George, M.L.C., M. Bustamam, W.T. Cruz, J.E. Leach, and R.J. Nelson. 1997. Movement of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in Southeast Asia detected using PCR-based DNA fingerprinting. *Phytopathology* 87(3): 302–309.
- Goto, T., T. Matsumoto, N. Furuya, K. Tsuchiya, and A. Yoshimura. 2009. Mapping of bacterial blight resistance gene *Xa11* on rice chromosome 3. *JARQ* 43(3): 221–225.
- Gu, K., D. Tian, F. Yang, L. Wu, C. Sreekala, D. Wang, and G.L. Wang. 2004. High-resolution genetic mapping of *Xa27(t)*, a new bacterial blight resistance gene in rice, *Oryza sativa* L. *Theor. Appl. Genet.* 108: 800–807.
- Gu, K., J.S. Sangha, Y. Li, and Z. Yin. 2008. High-resolution genetic mapping of bacterial blight resistance gene *Xa10*. *Theor. Appl. Genet.* 116: 155–163.
- He, Q., D. Li, Y. Zhu, M. Tan, D. Zhang, and X. Liun. 2006. Fine mapping of *Xa2*, a bacterial blight resistance gene in rice. *Mol. Breed.* 17(1): 1–6.
- Hifni, H.R. dan M.K. Kardin. 1998. Pengelompokan isolat *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* dengan menggunakan isogenik padi IRRI. *Hayati* 5(3): 66–72.
- Jalaluddin, M., T. Yamamoto, H. Nakai, and S. Tsuyumu. 2005. Pathogenic variability and DNA fingerprinting of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* from Bangladesh. *Sabroa J. Breed. Genet.* 37(1): 1–10.
- Kadir, T.S. 2009. Menangkal HDB dengan menggilir varietas. *Warta Penelitian dan Pengembangan Pertanian* 31(5): 1–3.
- Kim, J.S., J.G. Gwang, K.H. Park, and C.K. Shim. 2009. Evaluation of bacterial blight resistance using SNP dan STS marker assisted selection in aromatic rice germplasm. *Plant Pathol. J.* 25(4): 408–416.
- Korinsak, S., P. Sirithanya, and T. Toojinda. 2009a. Identification of SSR markers linked to a bacterial blight gene in rice cultivar Pin Kaset. *KKU Res. J. (GS)* 9(2): 16–21.
- Korinsak, S., S. Sriprakhon, P. Sirithanya, J. Jairin, S. Korinsak, A. Vanavichit, and T. Toojinda. 2009b. Identification of microsatellite markers (SSR) linked to a new bacterial blight resistance gene *xa33(t)* in rice cultivar Ba7 Maejo. *Int. J. Sci. Technol.* 3(02): 235–247.
- Lang, J.M., J.P. Hamilton, M.G.Q. Diaz, M.A.V. Sluys, M.R.G. Burgos, C.M.V. Cruz, C.B. Buell, N.A. Tiserat, and J.E. Leach. 2010. Genomics-based diagnostic marker development for *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* and *X. oryzae* pv. *oryzicola*. *Plant Dis.* 94: 311–319.
- Leach, J.E., F.F. White, M.L. Rhoads, and H. Leung. 1990. A repetitive DNA sequence differentiates *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae* from other pathovar of *X. campestris*. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 3(4): 238–246.
- Leach, J.E., M.L. Rhoads, C.M. Vera Cruz, F.F. White, T.W. Mew, and H. Leung. 1992. Assessment of genetic diversity and population structure of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* with repetitive DNA element. *Appl. Environ. Microbiol.* 58(7): 2188–2195.
- Lee, B.M., Y.J. Park, D.S. Park, H.W. Kang, J.G. Kim, E.S. Song, I.C. Park, U.H. Yoon, J.H. Hahn, B.S. Koo, G.B. Lee, H. Kim, H.S. Park, K.O. Yoon, J.H. Kim, C.H. Jung, N.H. Koh, J.S. Seo, and S.J. Go. 2005. The genome sequence of *Xanthomonas oryzae* pathovar *oryzae* KACC10331, the bacterial blight pathogen of rice. *Nucleic Acids Res.* 33(2): 577–586.
- Nafisah, A.A. Daradjat, B. Suprihatno, dan T.S. Kadir. 2007. Heritabilitas karakter ketahanan hawar daun bakteri dari tiga

- populasi tanaman padi hasil seleksi daur ulang siklus pertama. *Penelitian Pertanian Tanaman Pangan* 26: 100–105.
- Naveed, S.A., M. Babar, A. Arif, Y. Zafar, M. Sabar, I. Ali, M. Chragh, and M. Arif. 2010. Detection of bacterial blight resistant gene *xa5* using linked marker approaches. *Afr. J. Biotechnol.* 9(24): 2549–3554.
- Nino-Liu, D.O., P.C. Ronald, and A.J. Bogdanove. 2006. *Xanthomonas oryzae* pathovars: model pathogens of a model crop. *Mol. Plant Pathol.* 7(5): 303–324.
- Noor, A., Z. Chaudry, H. Rashid, and B. Mirza. 2006. Evaluation of resistance of rice varieties against bacterial blight caused by *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *J. Bot.* 38(1): 193–203.
- Ochiai, H., V. Inoue, M. Takeya, A. Sasaki, and H. Kaku. 2005. Genome sequence of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* suggests contribution of large numbers of effector genes and insertion sequences to its race diversity. *Jpn. Agric. Res. Q.* 39: 275–287.
- Onasanya, A., A. Basso, E. Somado, E.R. Gasore, F.E. Nwile, I. Ingelbrecht, J. Lamo, K. Wydr, M.M. Ekperigin, M. Langa, O. Oyelakin, Y. Sete, S. Winter, and R.O. Onasanya. 2010. Development of combined molecular diagnostic and DNA fingerprinting technique for rice bacteria pathogens in Africa. *Biotechnology* 9(2): 89–105.
- Ou, S.H. 1985. *Rice Disease*. Commonwealth Mycological Institute, Kew, Surrey, UK.
- Pha, N.T. and N.T. Lang. 2004. Marker assisted selection in rice breeding for bacterial leaf blight. *Omon Rice* 12: 19–26.
- Prasetyono, J., S. Moeljopawiro, M. Bustamam, Tasliah, A. Dadang, dan Fatimah. 2011. Aplikasi marka molekuler terkait dengan umur genjah 90 hari dan produktivitas 7 ton/ha pada padi. Laporan Penelitian. Balai Besar Penelitian dan Pengembangan Bioteknologi dan Sumberdaya Genetik Pertanian, Bogor. 54 hlm.
- Salzberg, S.L., D.D. Sommeri, M.C. Schatzi, A.M. Philippy, P.D. Rabinowicz, S. Tsuge, A. Furutani, H. Ochiai, A.L. Delcher, D. Kelley, R. Madupu, D. Puiu, D. Radune, M. Shumway, C. Trapnell, G. Aparnas, G. Jha, A. Pandey, P.B. Patils, H. Ishihara, D.F. Meyer, B. Szureki, V. Verdier, R. Koebnik, J.M. Dow, R.P. Ryan, H. Hirata, S. Tsuyumu, S.W. Lee, P.C. Ronald, R.V. Sontis, M.V. Sluyo, J.E. Leach, F.F. White, and A.J. Bogdanove. 2008. Genome sequence and rapid evolution of the rice pathogen *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* PXO99A. *BMC Genomics* 9 (204): 1–16.
- Shanti, M.L., V.V. Shenoy, G. Lalitha Devi, V. Mohan Kumar, and P. Premalatha. 2010. Marker-assisted breeding for resistance to bacterial leaf blight in popular cultivar and parental lines of hybrid rice. *J. Plant Pathol.* 92(2): 495–501.
- Singh, K., Y. Vikal, S. Singh, H. Leung, H.S. Dhaliwal, and G.S. Khush. 2002. Mapping of bacterial blight resistance gene *xa8* using microsatellite markers. *Rice Gen. Newsl.* Vol. 19.
- Suwarno, E. Lubis, Allidawati, dan Sunaryo. 2002. Perbaikan ketahanan varietas padi sawah dan gogo terhadap hawar daun bakteri dan blas melalui seleksi dengan markah molekuler. hlm. 301–310. *Dalam* Prosiding Seminar Hasil Rintisan dan Bioteknologi Tanaman. Balai Penelitian Tanaman Padi, Sukamandi.
- Tan, G.X., X. Ren, Q.M. Weng, Z.Y. Shi, L.L. Zhu, and G.C. He. 2004. Mapping of a new resistance gene to bacterial blight in rice line introgressed from *Oryza officinalis*. *Yi Chuan Xue Bao* 31(7): 724–729.
- Wang, C., G. Wen, X. Lin, X. Liu, and D. Zhang. 2009. Identification and fine mapping of the new bacterial blight resistance gene, *Xa31(t)*, in rice. *Eur. J. Plant Pathol.* 123: 235–240.
- Wu, X.X. Li, C. Xu, and S. Wang. 2008. Fine genetic mapping of *xa24*, a recessive gene for resistance against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in rice. *Theor. Appl. Genet.* 118(1): 185–191.
- Wu, L., M.L. Goh, C. Sreekala, and Z. Yin. 2008. *Xa27* depends on an amino-terminal signal-anchor like sequence to localize to the apoplast for resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Plant Physiol.* 148: 1497–1509.
- Yang, Z., X. Sun, S. Wang, and Q. Zhang. 2003. Genetic and physical mapping of a new gene for bacterial blight resistance in rice. *Theor. Appl. Genet.* 106: 1467–1472.
- Zheng, C., C.L. Wang, Y.J. Yu, Y.T. Liang, and K. Zhao. 2009. Identification and molecular mapping of *Xa32(t)*, a novel resistance gene for bacterial blight (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*) in rice. *Acta Agron. Sinica* 35(7): 1173–1180.
- Zhou, Y.L., J.L. Xu, S.C. Zhou, J.Yu, X.W. Xie, M.R. Xu, Y. Sun, L.H. Zhu, B.Y. Fu, and Y.M. Gao. 2009. Pyramiding *Xa23* and *Rxo1* for resistance to two bacterial diseases into an elite indica rice variety using molecular approaches. *Mol. Breed.* 23(2): 279–287.